

УДК 576.895.421

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИСУНКА ТВЕРДЫХ ДОРСАЛЬНЫХ ПОКРОВОВ  
ИДИОСОМЫ И ДРУГИХ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ  
КАК ПРОЯВЛЕНИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ ВИДА  
*DERMACENTOR MARGINATUS* (ACARI: IXODIDAE)**

© Н. А. Филиппова

Рисунок конскутума самца и скутума самки *Dermacentor marginatus* изучен в 6 точках восточноевропейской и азиатской частей ареала. Установлена высокая степень модификационной изменчивости рисунка в пределах каждой географической совокупности. Показано, что последние статистически достоверно отличаются друг от друга длиной соответствующих пар пятен темного фона на краевом валике конскутума (*пкв*, *пркв*, *зкв*), а некоторые совокупности по количеству пар этих пятен, комплексу других пятен конскутума и скутума, а также глазомерно — по плотности окраски светлых полей и степени контрастности между ними и темным фоном на конскутуме и скутуме. Кроме рисунка, совокупности статистически достоверно отличаются на всех соответствующих фазах по комплексу морфометрических признаков. Наиболее аберрантна по контрастности рисунка и комплексу пятен самца и самки совокупность из хр. Петра Первого. Однако как по длине соответствующих пар пятен на краевом валике, так и по морфометрическим признакам обоих полов и неполовозрелых фаз эта совокупность наименее отличается от остальных. Совокупность со Ставропольского плато, в которой установлена наивысшая степень изменчивости рисунка, характеризуется наибольшим числом статистически достоверных отличий по размерам пятен *пкв*, *пркв*, *зкв* и морфометрическим признакам на протяжении онтогенеза от всех остальных совокупностей. Остальные географические совокупности занимают промежуточное положение по степени отличий друг от друга. Изученные совокупности мы рассматриваем в качестве морфотипов с мозаично распределенными среди фаз онтогенеза фенотипическими различиями, позволяющими судить об их неоднозначной степени, но не проявляющими согласованной направленности при сравнении морфотипов. Дифференциальные признаки морфотипов и близких видов относятся к разным структурам или их разным параметрам. Рассматриваются возможные пути формирования и геохронологические характеристики изученных морфотипов.

Среди палеарктических иксодид с обширным распространением и высокой численностью только виды рода *Dermacentor* Koch, 1844 имеют на конскутуме самца и скутуме самки сложный рисунок, сформированный пятнами темно-коричневого фона и светлыми полями сложных конфигураций. У большей части видов светлые поля неоднородны по плотности окраски и окружают значительно варьирующие в пределах вида по количеству, очертаниям, размерам и топографии темные пятна основного фона, расположенные симметрично или по продольной оси идиосомы. У некоторых видов светлая окраска очень плотная (до чисто белой) и может занимать почти всю площадь конскутума и скутума, оставляя лишь узкие темные полосы вдоль

борозд. Указанными глазомерными признаками — плотность окраски светлых полей и занимаемая ими площадь — ограничивается использование рисунка в качестве межвидового признака. При этом считалось, что однородные плотные светлые поля занимают почти всю площадь щитков, а не однородные по плотности, размытые оставляют большое количество темных пятен.

Внутривидовая изменчивость рисунка палеарктических видов оставалась почти не изученной. Имеются лишь фрагментарные данные для 2 близких видов подрода *Serdjukovia* Dias, 1969, у которых рисунок наиболее сложен и наиболее изменчив: *D. marginatus* (Sulzer, 1776) и *D. ushakovae* Fil. et Pan., 1987 (Филиппова, 1997). Недостаточная изученность изменчивости рисунка препятствует использованию его в качестве межвидового признака при идентификации видов близких к *D. marginatus*, для которых, как известно, количество дифференциальных признаков очень ограничено.

Цель настоящей статьи — анализ фенотипических аспектов микроэволюции на основании изучения изменчивости рисунка твердых дорсальных покровов самца и самки в 6 географических совокупностях *D. marginatus*, а также полученных ранее данных (Филиппова, 1997) об изменчивости структурных и меристических признаков всех фаз онтогенеза для 4 из тех же 6 совокупностей.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили коллекции Зоологического института РАН. Количество пятен темного фона, их очертания, размеры, топография, а также степень плотности светлой окраски изучены у самцов и самок следующих географических совокупностей из восточноевропейской и азиатской частей ареала (рис. 1): 1 — предгорья северного макросклона Большого Кавказа,

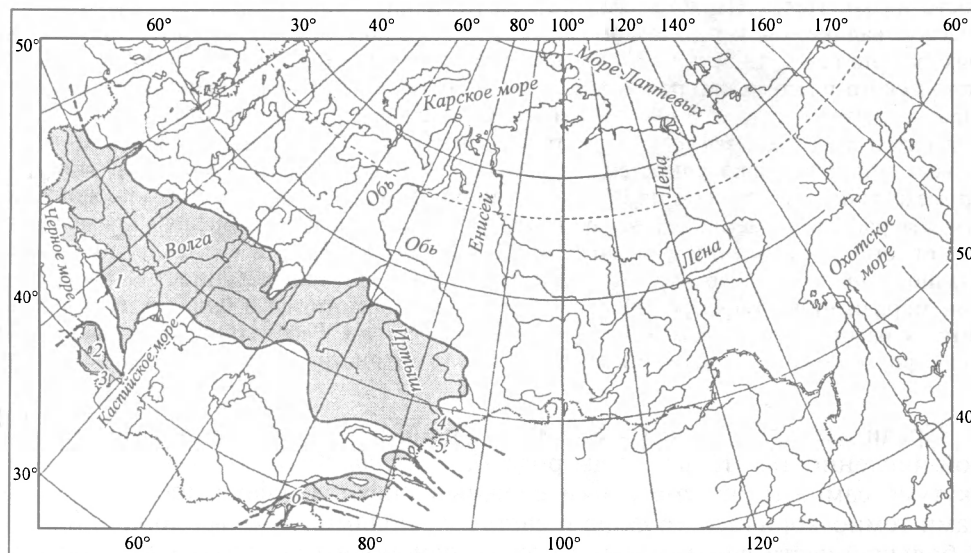


Рис. 1. Карта-схема восточной части ареала *Dermacentor marginatus* и размещение в нем исследованных географических совокупностей.

Обозначения — см. текст.

Fig. 1. Schematic map of the eastern area of *Dermacentor marginatus* and disposition of geographical samples.

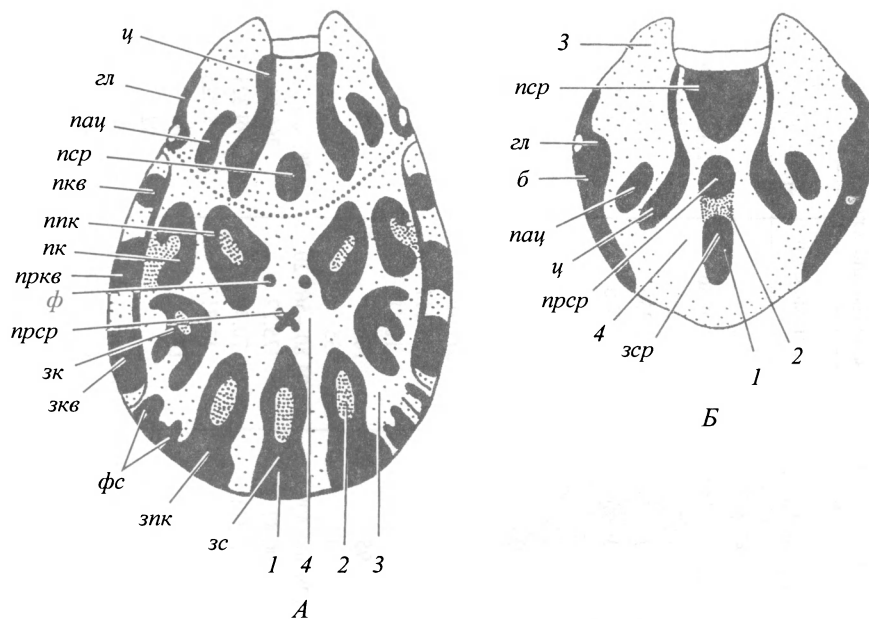


Рис. 2. Схема топографии и номенклатура пятен основного фона; условная градация окраски конскутума самца и скутума самки *Dermacentor marginatus*.

А — самец, Б — самка. Пятна (по: Филиппова, 1997): б — боковое, гл — глазное, зк — заднее краевое, зкв — заднее краевое валика, зпк — заднее предкраевое, зс — заднее срединное (конскутума), зср — заднее срединное (скутума), пац — парасервикальное, пк — переднее краевое, пкв — переднее краевое валика, ппк — переднее предкраевое, пркв — промежуточное краевое валика, прср — промежуточное срединное, пср — переднее срединное, ф — фовеальное, фс — фестональные, ц — цервикальные. Градации окраски: 1 — темно-коричневая основного фона, 2 — прозрачная по отношению к основному фону, 3 — полупрозрачная, 4 — плотная ярко-белая.

Fig. 2. Topography and nomenclature of background patches; conventional grade of colour in the *Dermacentor marginatus* male conscutum and female scutum.

Ставропольское плато, 500 м над ур. м., на флаг и со скота, 36 ♂♂, 36 ♀♀; 2 — Малый Кавказ, окрестности оз. Севан, 2000 м над ур. м., лабораторная культура от самки со скота, 28 ♂♂, 25 ♀♀; 3 — Талышские горы, северо-восточный (СВ) склон, 700 м над ур. м., от докормленных в лаборатории личинок с *Apodemus sylvaticus*, 36 ♂♂, 31 ♀♀; 4 — Восточный Казахстан, долина р. Черный Иртыш, 500 м над ур. м., со скота, 36 ♂♂, 31 ♀♀; 5 — Восточный Казахстан, хр. Саур, северо-западный (СЗ) склон, 700 м над ур. м., на флаг, 19 ♂♂, 20 ♀♀; 6 — Западный Памир, хр. Петра Первого, южный (Ю) склон, долина р. Обихингоу, 2000 м над ур. м., от нимф с *A. sylvaticus*, 48 ♂♂, 21 ♀♀.

Изучение рисунка проведено с помощью бинокулярного микроскопа марки Ziess в падающем свете. В целях типизации рисунка для каждого пола из каждой совокупности были составлены схемы вариантов рисунка. Максимальный набор пятен темного фона обоих полов, их номенклатура и условная градация плотности светлой окраски представлены на рис. 2, А, Б. Условно принято 3 степени плотности окраски светлых полей, которые различаются глазомерно: плотная (чисто белая), полупрозрачная, прозрачная. В пределах каждой совокупности сопоставлялись: количество, очертания, размеры и топография темных пятен и их соотношение со светлыми полями, принимая во внимание и плотность окраски последних. Длина темных пятен на краевом валике конскутума самца измерялась по средней линии каждого пятна при строго горизонтальном положении идиосомы. Учитывая

Таблица 1

Длина конскутума самца (мм), наличие темных пятен основного фона на краевом валике (% особей в совокупностях) и длина пятен (мкм)  
 Table 1. Length of male conscutum (mm), presence of dark patches of the background on the marginal flank (% of specimens in samples) and length of patches (mcm)

Признаки	Ставропольское плато	Окрестности оз. Севан	СВ склон Талышских гор	Долина р. Черный Иртыш	СЗ склон хр. Саур	Ю слон хр. Петра Первого
Длина конскутума*	36	28	36	36	19	48
	3.12—5.15	2.94—4.51	2.05—3.71	2.94—4.10	3.46—4.86	2.43—3.84
	4.10	3.82	2.89	3.47	4.05	3.45
	0.429	0.432	0.420	0.272	0.330	0.295
	0.061	0.082	0.070	0.045	0.076	0.043
Наличие и длина пятен** <i>пкв</i>	80	7	64	0	50	0
	39	4	44	0	18	0
	179.20—563.20	—	102.40—332.80	—	204.80—409.60	—
	390.40	—	210.04	—	317.16	—
	84.270	—	55.370	—	53.511	—
<i>пркв</i>	9.542	—	8.347	—	12.613	—
	98	100	100	95	100	100
	49	42	72	50	35	93
	204.80—614.40	128.00—384.00	102.40—384.00	128.00—409.60	204.80—563.20	128.00—512.00
	427.28	248.08	249.60	290.82	375.22	268.66
<i>зкв</i>	85.015	75.750	56.309	68.372	70.504	79.321
	8.632	11.688	6.636	9.669	11.917	8.225
	100	100	100	100	100	100
	50	53	72	73	37	92
	307.20—742.40	179.20—588.80	256.00—588.80	281.60—742.40	307.20—640.00	102.40—640.00
	566.30	460.32	398.58	423.98	504.39	391.71
	92.828	83.482	67.639	74.145	73.621	110.934
	9.330	11.467	7.971	12.103	8.678	11.503

Примечание. В вертикальных колонках: \* — число измерений, пределы вариации, среднее значение, среднее квадратическое отклонение, ошибка среднего; \*\* — наличие пятен (включая асимметрию); далее то же, что и для конскутума.

Таблица 2

Достоверность различий по критерию Стьюдента ( $t$ ) при попарном сравнении географических совокупностей самцов по длине конскутума (над диагональю) и пятен краевого валика  $пкв$ ,  $пркв$ ,  $зкв$  (под диагональю)

Table 2. Reliability of differences by Student criterion ( $t$ ) in paired comparison of the geographical samples by the lengths of conscutum and patches of the marginal flank in males

	Ставропольское плато			Окрестности оз. Севан			СВ склон Талышских гор			Долина р. Черный Иртыш			СЗ склон хр. Саур			Ю склон хр. Петра Первого		
Ставропольское Плато						$\frac{2.7}{76}$			$\frac{13}{84}$			$\frac{7.8}{85}$		нд			нд	
Окрестности оз. Севан	—	$\frac{11.8}{137}$	$\frac{6.9}{150}$						$\frac{8.7}{62}$			$\frac{4}{63}$		нд			$\frac{4.5}{74}$	
СВ склон Талышских гор	$\frac{12.7}{150}$	$\frac{15.4}{167}$	$\frac{13}{169}$	—	нд	$\frac{4.6}{123}$						$\frac{7}{71}$		$\frac{10.4}{53}$			$\frac{7.1}{82}$	
Долина р. Черный Иртыш	—	$\frac{10.8}{145}$	$\frac{10.8}{170}$	—	$\frac{2.8}{90}$	$\frac{2.6}{124}$	—	$\frac{3.6}{120}$	$\frac{2.1}{143}$					$\frac{7}{54}$			нд	
СЗ склон хр. Саур	$\frac{3.5}{94}$	$\frac{3.2}{130}$	$\frac{3.7}{134}$	—	$\frac{7.8}{75}$	$\frac{2.6}{88}$	$\frac{10}{60}$	$\frac{10}{105}$	$\frac{7.5}{107}$	—	$\frac{5.5}{83}$	$\frac{5.4}{108}$					$\frac{7.2}{65}$	
Ю склон хр. Петра Первого	—	$\frac{13.3}{188}$	$\frac{11.9}{190}$	—	нд	$\frac{3.9}{144}$	—	нд	нд	—	нд	$\frac{2.1}{164}$	—	$\frac{7.2}{126}$	$\frac{5.7}{128}$			

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: в числителе —  $t$ , в знаменателе — число степеней свободы.

Таблица 3

Достоверность различий по критерию Стьюдента ( $t$ ) при попарном сравнении географических совокупностей самцов по соотношениям: длины и ширины перитремы, длины (с корнуа) и ширины основания гнатосомы, длин II и III члеников пыльп, длины и ширины кокс IV (над диагональю) и соответствующих географических совокупностей самок по: количеству щетинок аллоскутума между срединной и цервикальной бороздами, соотношению длин срединных щетинок аллоскутума и скутума, длины и ширины перитремы, длин основания гнатосомы с корнуа и корнуа, длины и ширины лапки I (под диагональю)

Table 3. Reliability of differences by Student criterion ( $t$ ) in paired comparison of the geographical samples by ratios. Males (above diagonal): length and width of peritreme, length (with cornua) and width of gnathosoma base, lengths of II and III segments of palpaе, length and width of coxae IV. Females (below diagonal): the numbers of alloscutum setae situated between median and cervical furrows, length of median alloscutum setae and scutum length, length and width of peritreme, lengths of gnathosoma base including cornua and cornua, length and width of tarsus I

	Ставропольское плато					СВ склон Талышских гор					Долина р. Черный Иртыш				Ю склон хр. Петра Первого			
Ставропольское плато						$\frac{4}{48}$	$\frac{6.4}{48}$	$\frac{4}{48}$	$\frac{7.5}{48}$		$\frac{2.3}{48}$	$\frac{3.6}{48}$	$\frac{4.5}{48}$	нд	$\frac{3.6}{48}$	$\frac{2.7}{48}$	$\frac{7.6}{48}$	$\frac{5.5}{48}$
СВ склон Талышских гор	$\frac{2.4}{48}$	нд	нд	$\frac{3.7}{48}$	нд						нд	нд	нд	$\frac{5.2}{48}$	нд	нд	$\frac{2.8}{48}$	нд
Долина р. Иртыш	нд	нд	$\frac{3}{48}$	нд	$\frac{2}{48}$	$\frac{4.3}{48}$	нд	$\frac{3.6}{48}$	$\frac{3.7}{48}$	$\frac{2.7}{48}$					нд	нд	$\frac{2.5}{48}$	$\frac{3.5}{48}$
Ю склон хр. Петра Первого	$\frac{3.8}{47}$	$\frac{2.4}{48}$	нд	$\frac{2.3}{53}$	нд	$\frac{7.9}{47}$	нд	$\frac{2.2}{53}$	нд	$\frac{2.3}{53}$	$\frac{5.3}{48}$	нд	нд	$\frac{2}{53}$				
														нд				

Таблица 4

Достоверность различий по критерию Стьюдента ( $t$ ) при попарном сравнении географических совокупностей нимф по длине: скутума, перитремы, гнатосомы, количеству краевых пор перитремы и соотношению: длины срединных щетинок скутума и ширины базального членика хелицер, ширины гипостома и пальп (над диагональю) и соответствующих географических совокупностей личинок по длине щетинок ст 1, гнатосомы снизу и соотношению: длины щетинки ср 1 и ширины базального членика хелицер, длины ср 1 и ст 1, длины вооруженной части гипостома и шейки (под диагональю)

Table 4. Reliability of differences by Student criterion ( $t$ ) in paired comparison of the geographical samples by absolute values of characters and ratios. Nymphs (above diagonal): lengths of scutum, peritremes, gnathosome; numbers of marginal pores in peritremes; ratios of median scutum setae length and width of basal segment of chelicerae, ratios of hypostome and palpal widths. Larvae (below diagonal), ratios: length of seta cp 1 and width of basal segment of chelicerae, lengths of setae cp 1 and cr 1, lengths of armed part of hypostome and its neck

	Ставропольское плато					СВ склон Талышских гор					Долина р. Черный Иртыш					Ю склон хр. Петра Первого				
Ставропольское плато						<u>2.6</u> 50	<u>6.4</u> 49	<u>9.8</u> 48	<u>7</u> 50	нд	<u>3.2</u> 53	<u>5</u> 49	нд	<u>5.7</u> 42	<u>5.7</u> 54	<u>9.9</u> 48	<u>12.7</u> 49	<u>5.8</u> 45	<u>6.4</u> 50	<u>7.8</u> 53
СВ склон Талышских гор	<u>2.1</u> 46	<u>2.1</u> 46	<u>4.2</u> 50	<u>7.3</u> 33	нд						<u>4.7</u> 51	нд	<u>13.9</u> 49	нд	<u>7.1</u> 48	<u>8.9</u> 46	<u>6.4</u> 48	не пе- рекры- ваются	<u>13.4</u> 46	<u>9.2</u> 49
Долина р. Иртыш	<u>2.1</u> 73	<u>2.8</u> 87	<u>7</u> 50	<u>3.5</u> 39	<u>7.1</u> 48	нд	<u>5</u> 87	<u>2.8</u> 50	<u>2.8</u> 38	<u>5.3</u> 48						<u>5.2</u> 49	<u>7.8</u> 48	<u>7.4</u> 46	<u>12</u> 38	<u>2.1</u> 57
Ю склон хр. Петра Пер- вого	<u>4.2</u> 36	<u>4</u> 50	<u>2.8</u> 56	<u>6.3</u> 44	<u>4.3</u> 48	<u>2.1</u> 34	<u>5.3</u> 50	нд	<u>2.5</u> 43	<u>2.5</u> 48	<u>2.1</u> 61	<u>2.2</u> 91	нд	нд	<u>2.8</u> 48					

большую вариабельность длины этих пятен (*пкв*, *пркв*, *зкв*) в пределах своей пары, для определения среднего значения длины измерялись как левое, так и правое пятна. Поэтому число измерений краевых пятен в каждой паре зависит (в отличие от таковых длины конскутума и параметров других структур) как от процента выраженности пар пятен в каждой совокупности, так и от наличия асимметричных пятен, которые также учитывались. Оно может быть равно или меньше удвоенного числа имевшихся в выборках самцов, что отражено в числе степеней свободы (табл. 2). Различия длины левого и правого пятен в пределах соответствующих пар у всех совокупностей статистически недостоверны. Общая длина конскутума самца измерялась по продольной оси, от вершин скапул до задней точки. Статистическая обработка результатов промеров произведена с помощью пакета Statistica для Windows, версии 5.5 на компьютере Pentium IV.

Для 4 из 6 рассматриваемых географических совокупностей (ср. табл. 1, 2 и 3, 4) достоверность различий по критерию Стьюдента некоторых структурных и меристических признаков соответствующих полов и неполовозрелых фаз рассчитана на основании статистических показателей, полученных ранее (см.: Филиппова, 1997, табл. 20—25).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение количества, очертаний, размеров и топографии пятен основного фона, а также сочетания их со светлыми полями с учетом плотности последних показало, что эти параметры очень многообразны у соответствующих полов в пределах каждой географической совокупности. К тому же пятна основного фона могут нести светлые вкрапления всех возможных сочетаний выраженности, а светлые поля могут иметь просветы основного фона. В результате количество вариантов рисунка в каждой выборке очень велико по отношению к ее объему. Например, оно практически совпадает с количеством изученных особей в совокупности со Ставропольского плато. Значительна и степень асимметрии рисунка по всем его элементам (рис. 3, 1—9, 4, 1—3).

Удалось выявить следующие дифференциальные для совокупностей характеристики рисунка. По обоим полам безошибочно выделяется лишь одна совокупность — с южного склона хр. Петра Первого (Западный Памир), которая характеризуется общим для конскутума и скутума признаком: контрастным сочетанием темно-коричневых блестящих пятен основного фона и равномерно плотных ярко-белых полей. Кроме этого, у обоих полов нечетко выражены или отсутствуют пятна *пср*, а у самца — *пкв* (рис. 5, 1—6, 6, 1—3).

За исключением этих данных не удалось использовать для оценки географического полиморфизма рисунок скутума самки: площадь и соответственно количество элементов рисунка скутума значительно меньше, чем конскутума, краевой валик не входит в состав скутума и характеризуется растяжимыми покровами, лишенными рисунка.

С рисунком конскутума самца дело обстоит успешнее. Так, конскутум самца в совокупности из Талышских гор характеризуется достаточно четкими контурами однородных темных пятен основного фона, но при этом плотность светлой окраски уменьшается по периферии светлых полей, белых или полупрозрачных, а иногда и внутри последних. У остальных совокупностей темные пятна *плк*, *пк*, *зк*, *зпк* и *ср* могут иметь в центре прозрачные или полупрозрачные светлые включения, а светлые поля не более чем полупрозрачные.



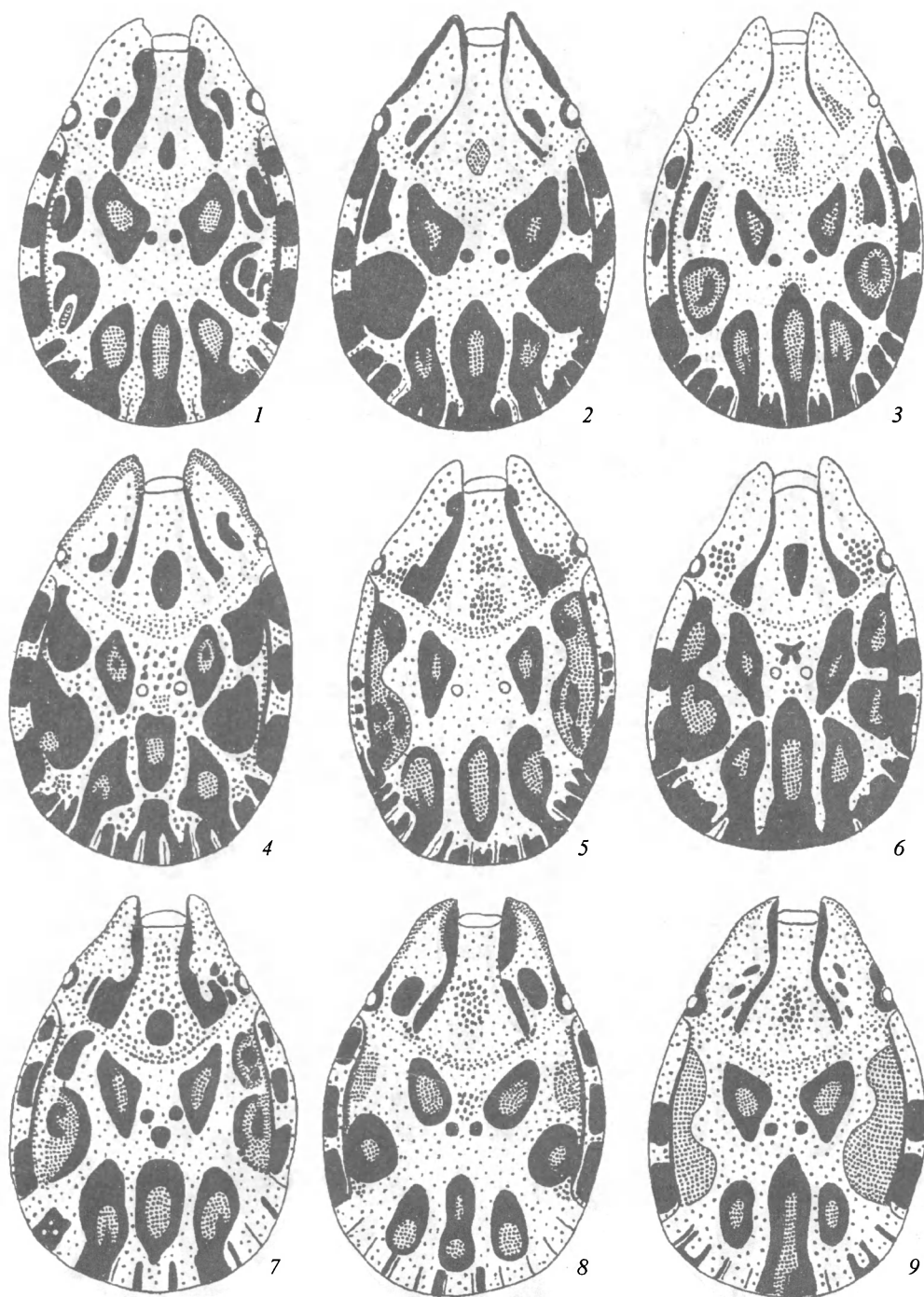


Рис. 3. Схемы модификационной изменчивости рисунка конскутума самца *Dermacentor marginatus* в географической совокупности со Ставропольского плато (см. карту ареала, 1).  
1—9 — некоторые варианты наличия, топографии, размеров, очертаний и асимметрии темных пятен основного фона в сочетании с вариантами градации светлой окраски.

Fig. 3. Scheme of modification variability of pattern in the male conscutum in the *Dermacentor marginatus* geographical sample from the Stavropol plateau (see map, 1).

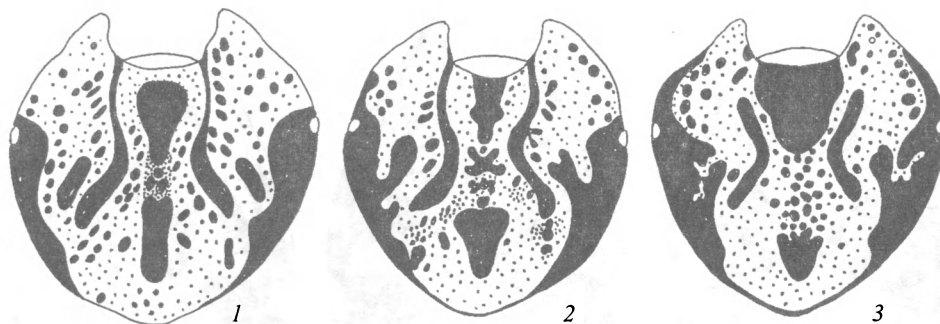


Рис. 4. Схемы модификационной изменчивости рисунка скутума самки *Dermacentor marginatus* в географической совокупности со Ставропольского плато (см. карту ареала, 1).

1—3 — то же, что и на рис. 3.

Fig. 4. Scheme of modification variability of pattern in the female scutum in the *Dermacentor marginatus* geographical sample from the Stavropol plateau (see map, 1).

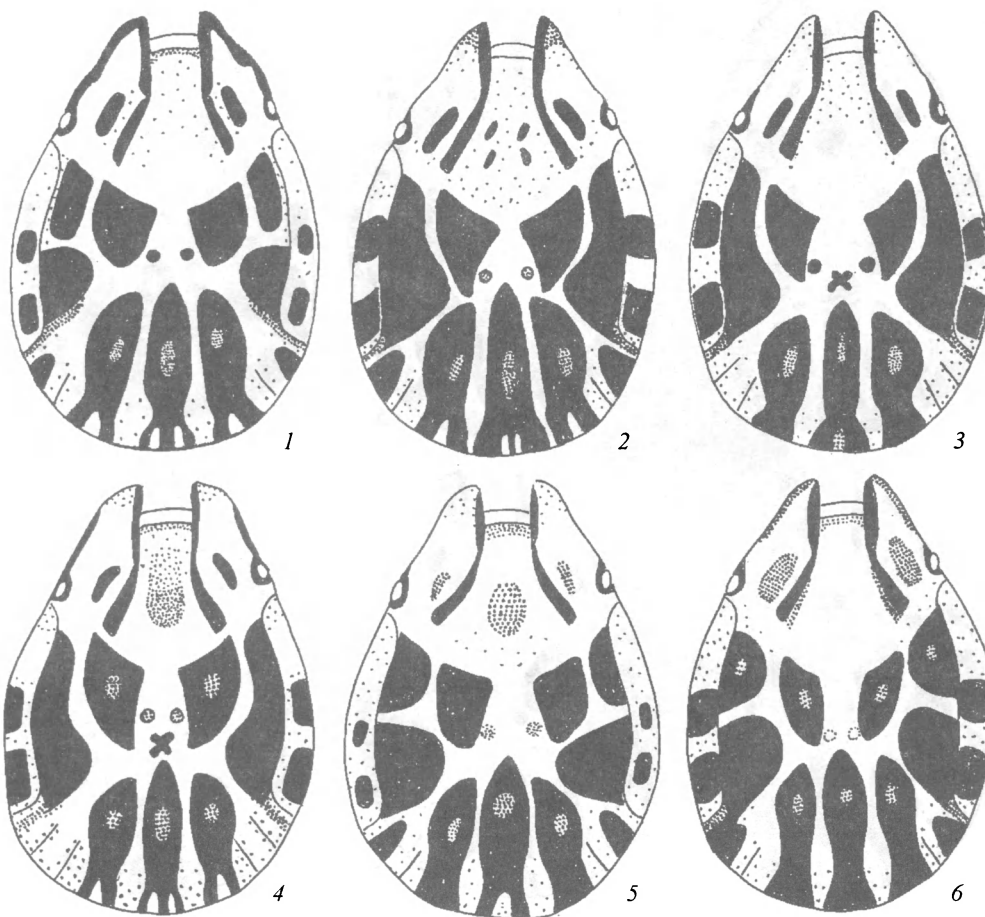


Рис. 5. Схемы модификационной изменчивости рисунка конскутума самца *Dermacentor marginatus* в географической совокупности из хр. Петра Первого (см. карту ареала, 6).

1—6 — то же, что и на рис. 3.

Fig. 5. Scheme of modification variability of pattern in the male conscutum in the *Dermacentor marginatus* geographical sample from the Peter the First Ridge (see map, 6).

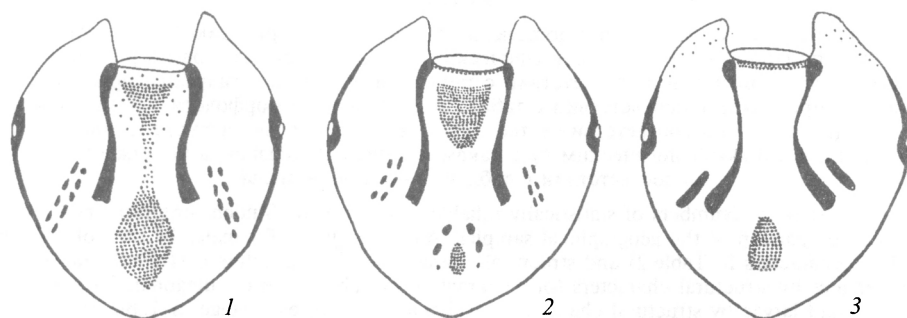


Рис. 6. Схемы модификационной изменчивости рисунка скутума самки *Dermacentor marginatus* в географической совокупности из хр. Петра Первого (см. карту ареала, 6).

1—3 — то же, что и на рис. 3.

Fig. 6. Scheme of modification variability of pattern in the female scutum in the *Dermacentor marginatus* geographical sample from the Peter the First Ridge (see map, 6).

Имеются различия совокупностей по числу пар пятен основного фона краевого валика конскутума. Передняя пара (*пкв*) на Ставропольском плато выражена у 80, в Талышских горах — более чем у 60, на хр. Саур — у 50, а в окрестностях оз. Севан — только у 7 % самцов. В долине Черного Иртыша и, как отмечено выше, на хр. Петра Первого *пкв* не выражены совсем (табл. 1).

Между совокупностями также установлены статистически достоверные различия (по критерию Стьюдента) длин конскутума и пятен темного фона в соответствующих парах на краевом валике (табл. 2). Отметим, что наименьшие значения длины конскутума у совокупностей с Талышских гор и из окрестностей оз. Севан соответствуют данным Померанцева (1950) о том, что особи этого вида из Закавказья (точки не указаны) мельче.

Конкретизация данных табл. 2, отражающих дифференциальные размеры темных пятен краевого валика в соответствующих парах во всех 6 географических совокупностях (рис. 1), показывает следующее. Совокупности со Ставропольского плато и из хр. Саур достоверно отличаются друг от друга и от всех остальных длиной всех соответствующих пар пятен (длиной *пкв* от тех, у которых эта пара выражена). Совокупности из окрестностей оз. Севан и из долины Черного Иртыша достоверно отличаются каждая от 5 остальных длиной пятен *зкв*. Каждая из прочих совокупностей отличается по длине пятен *пркв* от 2—4, а *зкв* от 3 или 4 совокупностей. И только между совокупностями из Талышских гор и хр. Петра Первого достоверных отличий по длине пятен нет.

Теперь, когда описаны все выявленные различия по рисунку, рассмотрим соответствие (или несоответствие) тенденций изменчивости рисунка твердых покровов половозрелой фазы тенденциям изменчивости структурных и меристических признаков как половозрелой, так и неполовозрелых фаз тех географических совокупностей, по которым имеются статистические данные (табл. 20—25, см.: Филиппова, 1997). Это следующие совокупности (рис. 1): со Ставропольского плато (1), с северо-восточного склона Талышских гор (3), из долины р. Черный Иртыш (4) и с южного склона хр. Петра Первого (6). Для их сравнения по сумме показателей следует проанализировать 6 попарных сочетаний географических совокупностей по каждому полу и неполовозрелым фазам. В целях оценки географического

Таблица 5

Количество статистически достоверных различий по критерию Стьюдента при попарном сравнении географических совокупностей: самцов по рисунку (из числа 3 признаков в соответствии с табл. 2) и по морфологическим признакам (из числа 5 признаков в соответствии с табл. 2 и 3), самок по морфологическим признакам (из числа 5 в соответствии с табл. 3) — над диагональю, а также нимф и личинок по морфологическим признакам (из числа 5 признаков по каждой фазе в соответствии с табл. 4) — под диагональю

Table 5. Numbers of statistically reliable differences by Student criterion (*t*) in paired comparison of the geographical samples: Above diagonal: for males by the color pattern (of 3 characters in Table 2) and structural characters (of 5 characters in Table 2 and 3); for females by structural characters (of 5 characters in Table 3); below diagonal: for nymphs and larvae by structural characters (of 5 characters for each stage in Table 4)

	Ставропольское плато	СВ склон Талышских гор	Долина р. Черный Иртыш	Ю склон хр. Петра Первого
Ставропольское плато		3; 5, 2	3; 5, 2	3; 4, 5
СВ склон Талышских гор	4, 5		3; 2, 4	1; 2, 3
Долина р. Черный Иртыш	4, 5	3, 4		1; 2, 2
Ю склон хр. Петра Первого	5, 5	5, 4	5, 3	

полиморфизма *D. marginatus* по структурным и меристическим признакам и выявления на его фоне признаков, дифференциальных по отношению к близким видам, первоначально было изучено порядка 15 признаков у каждого пола и 20 — у каждой неполовозрелой фазы. Для анализа сходств и различий совокупностей оставлено у каждого из полов и каждой неполовозрелой фазы по 5 признаков, которые статистически достоверно различаются у половины или более сравниваемых пар совокупностей (табл. 3 и 4). У данного вида, как и у других видов искодовых клещей, проследить на всем активном отрезке онтогенеза географическую изменчивость одних и тех же структур удается лишь для части их. Здесь несколько объективных причин: некоторые признаки выражены только у половозрелой фазы (рисунок твердых покровов, корнуа), некоторые признаки в силу полового диморфизма выражены или поддаются более точной оценке у одного из полов (конскутум, апрон и пропорции кокс IV самца, щетинки на аллоскутуме самки), некоторые — перестраиваются у старших фаз (основание гнатосомы, пальпы, гипостом), некоторые — имеются, начиная с нимфальной фазы (перитремы), а некоторые — наиболее стабильны у личинки (хетом в целом).

Данные о количестве статистически достоверных различий всех 6 возможных сочетаний 4 географических совокупностей как по рисунку конскутума самца, так и по структурным и меристическим признакам на каждой фазе онтогенеза (табл. 2—4), обобщены в табл. 5. Как видим, для самца задействовано 8 признаков — 3 касаются рисунка и 5 структурные или меристические. Самку, нимфу и личинку характеризуют 5 структурных или меристических признаков, чаще «свои» для каждой фазы.

Суммарная совокупность (включающая все фазы онтогенеза) со Ставропольского плато, в которой рисунок конскутума наиболее вариабелен по количеству, площади, топографии пятен основного фона, сочетанию их со светлыми полями при большой вариабельности последних, как оказалось, значимее и равномернее отличается от всех остальных суммарных совокупностей — по всем трем признакам рисунка самца и 16—17 (из 20) морфоло-

гическим признакам на протяжении онтогенеза. При этом наименьшее число отличий имеют самки. Каждая из других суммарных совокупностей имеет или меньшее число отличий или больший диапазон отличий по числу признаков от остальных суммарных совокупностей. Так, талышская совокупность отличается от остальных 13, 14, 16 морфологическими признаками. Совокупность из долины Черного Иртыша — 12, 13, 16 признаками. Совокупность из хр. Петра Первого — наиболее аберрантная по яркости и контрастности рисунка, а также комплексу темных пятен, занимает последнее место по отличиям от других совокупностей как по длине пятен краевого валика, так и по морфологическим признакам в пределах онтогенеза (табл. 5).

На исследованном материале ни по признакам рисунка (даже если рассматривать все 6 географических совокупностей), ни по морфологическим признакам (табл. 20—25, см.: Филиппова, 1997) не удастся проследить какую-либо клинальную направленность изменчивости. Это можно объяснить не столько малым количеством рассмотренных географических точек, сколько ярко выраженной трехмерностью рецентного ареала и сложным его палеогенезом, в том числе на территориях, с которых изучены совокупности. Возможно, что на других, более показательных для проявления градиента условий обитания территориях, клинальная направленность изменчивости может проявляться хотя бы в пределах отдельных фаз жизненного цикла.

Таким образом, достаточно четкие различия между географическими совокупностями как по рисунку, так и по морфологическим признакам на всех фазах онтогенеза, показывают, что тенденции в степени проявления различий по 2 исследованным категориям признаков имеют сложные взаимоотношения. Ставропольская совокупность, перекрывающаяся с остальными (кроме таковой из хр. Петра Первого) по общему характеру рисунка на центральном поле конскутума, отличается от всех совокупностей как 3 размерными признаками рисунка на краевом валике, так и наибольшим числом морфометрических признаков в онтогенезе. Совокупность с хр. Петра Первого — наиболее аберрантная по общему характеру рисунка конскутума и скутума (что позволяет безошибочно опознавать ее не только среди обсуждаемых совокупностей, но и среди особей из любой точки ареала *D. marginatus*), имеет только при одном из трех возможных отличий по темным пятнам краевого валика и заметно меньше морфологических отличий по другим признакам (12 из 20 возможных). Совокупности из Талышских гор и из долины Черного Иртыша занимают промежуточное положение по степени отличий (табл. 5).

В результате у изученных совокупностей мы имеем дело с мозаично распределенными среди активных фаз онтогенеза фенотипическими различиями, позволяющими судить лишь об их не во всех случаях однородной степени (табл. 5), но не об их согласованности и направленности. Хотя функции структур, изменчивость которых представлена выше, изучены далеко недостаточно, несомненен факт, что каждой из фаз на протяжении ее жизнедеятельности требуются неравнозначные гидротермические условия, которые достигаются локализацией в специфическом для каждой фазы вертикальном ярусе. Различны и адаптации к хозяину, в частности, зависимость ротовых органов от толщины кожных покровов выражается в отличиях их тонкого строения у неполовозрелых и половозрелой фазы.

Описанный выше характер различий географических совокупностей дает нам основание рассматривать их лишь как морфотипы с разной степенью различий, дивергенция которых не достигла подвидового уровня (не отвле-

каясь на подробности, отметим, что подродовая дифференциация установлена у многих видов иксовых клещей и признается нами). Обоснование употребления именно термина «морфотип» среди других возможных приведено нами ранее (Филиппова, Панова, 1998). Аналогичный характер внутривидовой дифференциации выявлен у некоторых голарктических видов других родов (с пастбищным типом паразитизма). Так, не однородные по степени морфологических отличий при сравнении всех активных фаз онтогенеза и геохронологии морфотипы установлены в пределах каждого из обширных палеарктических ареалов видов с пастбищным типом паразитизма *Ixodes persulcatus* Sch., 1930 и *I. ricinus* (L., 1758), при этом методы изучения были аналогичны использованным в данном исследовании (Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппова, Панова, 1997, 1998). Сходный тип внутривидовой дифференциации установлен для неарктического вида *I. scapularis* Say, 1821 (Oliver et al., 1983; Hutcheson et al., 1995; Hutcheson, Oliver, 1996). Насколько можно судить по данным о половозрелой фазе (неполовозрелые фазы не изучены) подобный тип внутривидовой дифференциации присущ и североамериканским видам *Dermacentor variabilis* (Say, 1912), *D. andersoni* Stiles, 1908, *D. hunteri* Bishopp, *D. halli* McIntosh, 1931, *D. albipictus* (Packard, 1869) (Cooley, 1938).

Рецентный ареал *D. marginatus* связан равно с предгорными и горными (до 3000 м на ур. м.) степями разных типов, лесостепью и осветленными широколиственными лесами нижнего и среднего вертикальных поясов гор Европы, западной Азии и северной Африки. Пастбищный тип паразитизма и треххозяинный цикл развития, занимающий 1 год, определяют кратковременность паразитарных связей по сравнению с длительностью развития в микроукрытиях почвы, припочвенной подстилке и т. п. (подробнее — см. с. 000). Хозяин выступает лишь как один из многих факторов, влияющих на темп завоевания ареала. Поэтому данному виду присущи в значительной степени те же закономерности формирования ареала, которые свойственны свободноживущим почвенным членистоногим.

Формирование ареала предположительно следует относить не ранее, чем к плиоцену. К такому заключению нас приводит анализ данных по палеогенезу природных процессов как на территории ареала в целом, так и в охваченных данным исследованием географических точках, базирующийся на многих литературных источниках (Сидоров, 1963; Синицын, 1965; Долуханов, 1966; Казахстан, 1969; Грибанов и др., 1970; Растительность..., 1980; Палеогеография..., 1982, и др.). Динамика процессов горообразования, оледенения, ксерофизации, формирования растительных зон и фаунистических комплексов в позднетретичный и четвертичный периоды на территориях Кавказа, Джунгарии и Памиро-Алая в схеме имеет ряд общих черт. Горы приобретают современные высоты, ледники исчезают или сокращаются, прогрессируют похолодание и ксерофизация. Происходит постепенное развитие степных пространств, вытесняющих леса, формируется вертикальная поясность растительности. При этом необходимые для данного вида биотопические условия — все типы степей, редколесья, завоевывают диапазон от подгорных равнин до высокогорий. Это обстоятельство создает предпосылки для широкого распространения предкового, а затем и данного вида в равнинных, предгорных и горных степях и соседствующих с ними разнообразных вариантах парковых неморальных лесов и их дериватах. Что касается прокормителей, то гиппарионовый фаунистический комплекс, включавший ряд экологических аналогов рецентных хозяев для всех фаз жизненного цикла *D. marginatus*, уже способный обеспечить существование

предкового вида, заменяется еще более пригодными в качестве хозяев кошкурганским, затем мамонтовым и затем современным комплексами. В конце четвертичного периода массовое расселение человека сопровождается резким сокращением численности диких копытных-основных хозяев половозрелой фазы, что компенсируется развитием животноводства и переходом взрослых клещей *D. marginatus* к массовому паразитированию на скоте.

Известны аналогии завоевания практически совпадающего с таковым *D. marginatus* огромного ареала степными видами растений (чий, терескен и др.), характеризующихся высокой степенью экологической пластичности (кстати, половозрелые особи *D. marginatus* используют эти растения для многодневного ожидания прокормителя). Выработанная вследствие завоевания ареала большая амплитуда приспособительных возможностей *D. marginatus* проявляется не только по отношению к исторически обусловленной смене прокормителей, макро-и микроклиматических условий. Особи этого вида могут переносить даже недельное затопление пойменных биотопов (Петров и др., 1958).

К позднетретичному периоду логично отнести и становление близких видов *D. (Serdjukovia) silvarum* Ol., 1931 и *D. (S.) ushakovae* Fil. et Pan., 1987 (фенотипически виды настолько сходны, что долго смешивались с *D. marginatus*). Рецентный ареал первого из них составляют 2 обширные дизъюнктивные территории: западно-сибирская—восточно-казахстанская и восточно-сибирская—дальневосточная (включая Южный Сахалин). *D. silvarum* — менее пластичен, чем *D. marginatus*, обитает в основном в предгорных и низкорослых (до 700 м над ур. м.) широколиственных лесах, на значительных территориях дериватах сплошной евро-азиатской зоны плиоценовой тургайской флоры. *D. ushakovae* характеризуется чрезвычайно дизъюнктивным ареалом, простирающимся с разной степенью разрывами от западного Копетдага и большого Балхана до Джунгарского Алатау, Иссыккульской котловины, Западного Памира и Монголии. Рецентные пятна ареала совпадают с распространением реликтовых незатопляемых тугайных лесов (500—2000 м над ур. м.) и теплолюбивой гигрофильной кустарниково-луговой растительности по берегам горных рек и озер. Такие типы растительности также рассматриваются как дериваты третичной тургайской флоры.

Хотя названные 3 вида очень близки морфологически (Филиппова, 1997), в рамках морфологической концепции вида их самостоятельность обоснована: несмотря на большой диапазон изменчивости, они имеют межвидовые различия на протяжении видовых ареалов на всех соответствующих фазах. При этом у всех фаз онтогенеза дифференциальные межвидовые признаки и признаки морфотипов *D. marginatus* базируются на разных структурах или разных параметрах одних и тех же структур (Филиппова, 1997). Такое распределение дифференциальных признаков на внутривидовом и межвидовом для близких видов уровнях отмечен нами для ряда палеарктических видов иксодид, географическая изменчивость которых изучена по всем активным фазам онтогенеза (Филиппова, 2000). Более того, ведущая роль при межвидовой морфологической дивергенции принадлежит генеративной (половозрелой) фазе (Филиппова, 2001, 2002).

Если попытаться ответить на вопрос о возможностях возникновения и существования значительной морфологической дифференциации *D. marginatus*, у некоторых морфотипов перекрывающей степень отличий по отношению к близким видам *D. silvarum* и *D. ushakovae*, то прежде всего следует обратить внимание на динамику особенностей обитания каждой из рассмотренных совокупностей.



Напомним, что жизненный цикл *D. marginatus* длится 1 год (Померанцев, 1950). В течение этого периода в силу пастбищного типа паразитизма и треххозяйного цикла развития все активные фазы одной генерации суммарно проводят на хозяине не более 25 сут, а остальная часть жизни генерации, занимающая остальной период в продолжении года, протекает в микроукрытиях верхних слоев почвы, дерновинах, куртинах отмерших растений (где происходит развитие) или в припочвенном ярусе (личинки и нимфы), а также на стеблях и листьях растений, валежнике и другом субстрате подходящего вертикального яруса (половозрелые особи в процессе подстерегания хозяина). Поэтому формирование ареала *D. marginatus* (как и других видов с пастбищным паразитизмом) шло вместе с формированием пригодных для него и его прокормителей условий обитания — степей разного типа и редуцированных осветленных лесов. В этом плане каждая из территорий, с которых исследован материал, имеет четкие своеобразия.

История кавказских территорий, наряду с упомянутыми выше чертами сходства, в деталях различна. До плиоцена морские трансгрессии отделяли Большой Кавказ с юга от Армянского нагорья и Талышских гор. К северу от Большого Кавказского хр. трансгрессии существовали и в четвертичный период. В плиоцене начинается формирование современного рельефа и под воздействием последующих поднятий, оледенений, иссушений и трансгрессий формируется вертикальная поясность растительности.

Территория Ставропольского плато была подвержена неоднократным оледенениям и морским трансгрессиям или сильному влиянию этих процессов вплоть до голоцена. Природные условия, близкие к современным, сформировались здесь только в голоцене после отступления трансгрессии Каспия с территории Манычской впадины и окончания влияния позднеплейстоценового оледенения северных отрогов Большого Кавказского хр. и Русской равнины. Следовательно, рецентный биоценоз Ставропольского плато относительно очень молодой, его формирование шло с запада и севера. Для формирования морфотипа *D. marginatus* на Ставропольском плато потребовалось не более 6—10 тыс. поколений (всего 6—10 тыс. лет).

Талышские горы в позднетретичный—четвертичный периоды подвергались меньшим орографическим и климатическим воздействиям, о чем свидетельствует большое количество флористических плиоценовых реликтов. Близкие к рецентным биоценозы небольших и средних высот формировались уже в плиоцене с запада и юга; четвертичные процессы трансгрессий и горообразования на Кавказе, кратко проанализированные выше, исключают возможность проникновения *D. marginatus* с севера. Таким образом, если связывать существование талышского морфотипа с верхним плиоценом, то его возраст может исчисляться порядка 2000 тыс. поколений (2 млн лет).

Условия обитания в Зайсанской котловине, на территории, прилегающей к долине Черного Иртыша, в плиоцене отличались от современных более теплым и влажным климатом, господством субтропических степей и более широким, чем теперь распространением широколиственных лесов, т. е. уже были пригодны для обитания *D. marginatus*. В результате последующих похолоданий и иссушений климата такой тип растительности постепенно сокращался, уступая место степям, близким к современным, и редуцированным дериватам третичных лесов. Поэтому уместно предположение о верхнем пределе геохронологической характеристики морфотипа из долины Черного Иртыша, близкой к таковой в Талышских горах (2000 тыс. поколений).

Горы Западного Памира (хр. Петра Первого) в плиоцене не были столь высоки и дифференцированы, климат был более теплым и влажным, широко-



кое распространение имели широколиственные леса и субтропические степи. Четвертичные поднятия, оледенения, иссушения сформировали такую вертикальную поясность, которая характеризуется мозаичным взаимопроникновением условий микроклимата и типов растительности, в зависимости от экспозиции и увлажнения сложного расчленения рельефа. Небольшим и средним высотам (до 2000 м над ур. м.) стали свойственны сухо- или лугостепи, сопровождаемые редуцированными широколиственными лесами. Логично предположить, что геохронологическая характеристика данного морфотипа соответствует двум предшествующим. Его ареал формировался и поднимался до современной высоты (2000 м над ур. м.) в процессе плиоцен-плейстоценовых орографических преобразований.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фенотипические аспекты микроэволюции на внутривидовом и межвидовом (в пределах близкородственных видов группы *D. marginatus* и тем более в пределах подрода *Serdjukovia* Dias, 1963 в целом) уровнях проявляются на всем активном отрезке онтогенеза на разных для каждого из этих уровней структурах или разных параметрах одних и тех же структур. На внутривидовом уровне роль фаз онтогенеза в дифференциации морфотипов неоднозначна: она может распределяться между фазами примерно равномерно, быть более значимой у половозрелой фазы в целом или у одного из полов, а также у одной или обеих неполовозрелых фаз или между любым другим сочетанием фаз и полов. Ведущая роль в морфологической дифференциации межвидового уровня принадлежит генеративной фазе. Несмотря на большой диапазон модификационной и географической изменчивости на всех фазах, у них сохраняются видоспецифические признаки на протяжении каждого видового ареала. Причины дивергенции того и другого уровня главным образом обусловлены адаптацией предковой (или предковых) форм к условиям обитания, но не паразитарными связями — последние на протяжении существования видов группы *D. marginatus* остаются весьма сходными для этих видов в таксономическом и экологическом отношении, менялись только их геохронологический и географический аспекты, т. е. происходила замена прокормителей на близкие виды. Логично предположить, что при более древнем по сравнению с дифференциацией на морфотипы расколе предкового вида проявление многомерности (соподчинение, направленность, интенсивность и т. п.) причин дивергенции было иным.

В зависимости от истории формирования условий обитания порядок геохронологического возраста морфотипов колеблется от 6—10 тыс. до 2 млн лет. Предполагаемая амплитуда геохронологического возраста морфотипов и вида соответствует среди искосовых клещей таковым в группе *Ixodes ricinus—persulcatus* из подрода *Ixodes* Latr., 1795 (Филиппова, 2001) и укладывается в сводные данные о возможном диапазоне видового геохронологического возраста в разных группах животных, приводимых в монографии А. С. Северцова (1990).

При определении материала следует учитывать, что ослепительную яркость белой окраски может иметь и *D. marginatus*: особенно самка, у самца она прерывается крупными темными пятнами основного фона.

Исследование поддержано грантами Российского фонда фундаментальных исследований (№ 03-04-49664) и Научная школа (1664. 2003).

### Список литературы

- Грибанов Л. Н., Лагов И. А., Чабан П. С. Леса Казахстана // Леса СССР. М.: Наука, 1970. Т. 5. С. 5—77.
- Долуханов А. Г. Растительный покров. Кавказ. М.: Наука, 1966. С. 223—256.
- Казахстан / Под ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1969. 482 с.
- Палеогеография Европы за последние 100 тысяч лет (Атлас-монография) / Под ред. И. П. Герасимова, А. А. Величко. М.: Наука, 1982. 155 с.
- Петров В. Г., Михалева В. А., Хлюстова А. И. Фауна, распространение, численность и некоторые вопросы экологии иксодовых клещей в северной части Волго-Ахтубинской поймы // Вопр. Эпидемиол. и профилактики туляремии. М.: Медгиз, 1958. С. 64—70.
- Померанцев Б. И. Иксодовые клещи (Ixodidae) // Фауна СССР. Паукообразные. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. Т. 4, вып. 2. 233 с.
- Растительность европейской части СССР / Под ед. С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 406 с.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
- Сидоров Л. Ф. Развитие растительного покрова Памира в послеледниковое время // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 5. С. 625—639.
- Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. Ч. 1. 166 с.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae // Фауна СССР. Паукообразные. Л.: Наука, 1997. Т. 4, вып. 5. 436 с.
- Филиппова Н. А. Внутривидовая таксономическая структура и идентификация близкородственных видов иксодовых клещей (Ixodidae) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 81—91.
- Филиппова Н. А. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. С. 361—375.
- Филиппова Н. А. Место морфологического барьера в механизмах репродуктивной изоляции, действующих в областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*—*I. ricinus* (Ixodidae) // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 6. С. 457—468.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 205—215.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в восточной части ареала // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 377—390.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Роль преимагинальных фаз в оценке географической изменчивости вида *Ixodes ricinus* (Ixodidae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 105—117.
- Cooley R. A. The genera *Dermacentor* and *Otocentor* (Ixodidae) in the United States, with studies in variation // Nat. Inst. of Health Bulletin. 1938. N 171. 89 p.
- Hutchenson H. J., Oliver J. H. Multivariate morphometrics of larvae of the blacklegged tick (*Ixodes scapularis*) with notes on nomenclature // Journ. Parasitol. 1996. Vol. 82, N 6. P. 916—925.
- Hutchenson H. J., Oliver J. H., Houck M. A., Strauss R. E. Multivariate morphometric discrimination of nymphal and adult forms of the blacklegged tick (Acari: Ixodidae), principal vector of the agent of Lyme disease in eastern North America // Journ. Med. Entomol. 1995. Vol. 32, N 2. P. 827—842.
- Oliver J. H., Owsley M. R., Hutchenson H. J., James A. M., Chen C., Irby W. S., Dotson E. M., McLain D. K. Conspecificity of the ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acari: Ixodidae) // Journ. Med. Entomol. 1993. Vol. 30, N 1. P. 54—63.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

Поступила 28 V 2004

VARIABILITY OF THE HARD DORSAL IDIOSOMAL TEGUMENT PATTERN  
AND OTHER PHENOTYPIC CHARACTERS AS A MANIFESTATION  
OF MICROEVOLUTION IN *DERMACENTOR MARGINATUS* (ACARI: IXODIDAE)

N. A. Filippova

*Key words:* *Dermacentor marginatus*, pattern of scutum and conscutum, variability, active stages, microevolution.

SUMMARY

The pattern of male conscutum and female scutum in *Dermacentor marginatus* has been examined in 6 points of the East-European and Asian parts of its range (Fig. 1). A high rate of modification variability of the pattern has been recovered in each geographical sample. It is shown that populations differ reliably from each other by the length of the dark patches on the marginal flank of the conscutum (*нкв*, *пкв*, *зкв*); some samples also differ by the number of these patches, complexes of other patches of the scutum and conscutum, and as well (visually) by the color density of light fields and contrast between them and the dark background on the conscutum and scutum (Table 1, 2). Besides, the samples differ reliably at each stage by the complexes of morphometric characters (Table 3, 4). The sample from the Peter the First Ridge is most deviate from others by the color contrast and complex of patches both in males and females. However, by the patches of marginal flank and morphometric characters of both sexes and perimaginal stages this sample differ less from others. The sample from the Stavropol plateau having most variable pattern (Fig. 3, 1—9, 4, 1—3) is characterized by the greater number of statistically reliable differences by the patches (*нкв*, *пкв*, *зкв*) and morphometric characters of all stages of the ontogenesis from all other samples. Other geographical samples have intermedial position in regard to degree of differences from each other. The samples examined are considered as morphotypes; degree of differences between morphotypes is unequal. The phenotypic differences have mosaic dispersion among ontogenetic stages and do not show a coherent direction in comparing the morphotypes. Differential characters of the morphotypes and related tick species belong to different structures or their different parameters. Possible ways of morphotype's origin and geochronological characteristics of morphotypes are discussed.